

SÍNTESE, NATUREZA QUÍMICA, MODO DE AÇÃO E INATIVAÇÃO DOS FİTOHORMÔNIOS. (*)

MARIO G. FERRI

(Depto. Botânica — Fac. Fil. Ciênc. e Letras da Universidade de São Paulo).

Introdução — A existência de substâncias que governam os fenômenos de crescimento, desenvolvimento e correlações nas plantas está amplamente comprovada. Essas substâncias são conhecidas como hormônios de crescimento ou auxinas.

A grande maioria dos estudos realizados neste campo empregou como objeto de experiência coleoptiles de aveia. Uma vez que o crescimento deste órgão se faz essencialmente por distensão das células pré-formadas, supôs-se que as substâncias acima mencionadas agissem somente sobre o crescimento resultante da elongação celular.

Verificou-se no entanto, mais tarde, que isso não é certo e que em outras condições e em outros órgãos, os hormônios podem também interferir com o crescimento devido a divisões celulares.

Vários trabalhos têm aparecido periodicamente, apresentando revisões da literatura concernente a este campo da Fisiologia vegetal. Publicamos recentemente um pequeno estudo (4) em cujos primeiros capítulos se esboça um resumo histórico do assunto.

(*) Entregue para publicação em 20/XII/1949.



Natureza Química — Os trabalhos iniciais sôbre a natureza química dos hormônios de crescimento das plantas foram realizados por KÖGL e col. (10, 11, 12, 13, 14, 15, 16). Êsses cientistas isolaram de urina e de outras fontes biológicas 3 substâncias, auxina A, auxina B, e ácido 3-indolil acético (AIA). Nenhum dêstes compostos tinha sido isolado de tecidos vegetais, mas todos estimulavam o alongamento de coleoptiles de aveia.

Baseados em testes indiretos KÖGL e associados admittiram que o hormônio natural de plantas superiores fosse auxina A ou auxina B. O ácido indolil acético representaria essencialmente um metabolito de microorganismos (16).

Precursores — Talvez o melhor meio de se resolver o problema seja estudar o mecanismo da síntese de auxina e verificar quais os compostos naturais utilizados na formação do hormônio.

Estudos iniciais nesse sentido mostraram que a atividade de auxina aparece em culturas de *Rhizopus*, por oxidação de certos amino-ácidos contidos em peptona (2). THIMANN (25) mostrou que *Rhizopus* é capaz de converter triptofana em ácido indolil acético, possivelmente através de uma desaminação oxidativa, seguida de descarboxilação e oxidação.

Em 1937 SKOOG (21) verificou que há em coleoptiles de aveia um material inativo como hormônio, mas que pode ser convertido em auxina ativa, pelo tecido da ponta da coleoptile. SKOOG apresentou também indicações de que as coleoptiles são capazes de converter "in vivo" triptofana em uma auxina que seria possivelmente o ácido indolil acético. Em vista, porém, do preconceito de que a auxina natural das plantas superiores fosse do tipo A ou B, SKOOG não achou que triptofana fosse um possível precursor da auxina natural.

WILDMAN, FERRI e BONNER (28, 29) demonstraram que fôlhas de espinafre possuem um sistema enzimático capaz



de converter triptofana em auxina ativa. A auxina assim obtida tem as características químicas e fisiológicas do ácido indolil acético. Admitindo-se que de fato a auxina formada fosse AIA, a porcentagem de conversão obtida foi pequena. Uma explicação para êste baixo rendimento foi dada mais tarde por GORDON e SANCHEZ NÍEVA (8, 9). Êstes autores, após verificarem que conversão de triptofana em hormônio ativo ocorre também em abacaxi, constataram a existência simultânea de um enzima capaz de destruir AIA. Como êsse enzima pode ser inibido por baixas concentrações de HCN, em presença dêste a porcentagem de conversão de triptofana em AIA tornou-se maior.

O enzima capaz de converter triptofana em AIA parece ser de ocorrência universal, pois, além da ocorrência em espinafre e em abacaxi, sua existência já foi constatada, entre outras plantas, no tomate (26), na aveia (31), em coleoptiles estioladas de milho e de aveia, em pontas de caules de tomate, em raízes de cenoura e no ovário de fumo (32).

Como triptofana e proteínas que o contêm, devem ser, indubitavelmente, incluídos entre os constituintes normais do citoplasma, parece bem razoavel admitir que a transformação de triptofana em auxina (AIA) seja de ocorrência normal na planta. TSUI (26) fornece alguns dados sôbre o conteúdo de triptofana em fôlhas de tomate, indicando que êsse amino-ácido se distribue segundo o mesmo gradiente que o hormônio, isto é, as fôlhas mais novas, situadas em nível mais elevado, são as mais ricas em ambos. No mesmo trabalho TSUI mostrou que condições desfavoraveis à síntese de triptofana (deficiência de Zn) determinam, simultaneamente, uma queda do teor de auxina.

Como se forma triptofana em plantas superiores, ainda não está esclarecido. Pode ser que o mecanismo seja o mesmo indicado por TATUM e BONNER (23) para *Neurospora*, isto é, sua síntese partiria de indol e serina.

De qualquer modo, numa planta normal, triptofana não deve estar em quantidades limitantes, porque, além de ser possível sua formação a partir de um precursor, êle pode ser também libertado de proteínas que o contêm. Triptofana livre e proteínas contendo triptofana estão num equilíbrio dinâmico, como foi indicado por VICKERY e col. (27); a cada instante moléculas de triptofana estão se fundindo para formar moléculas de proteína, ao mesmo tempo que moléculas de proteína se abrem para libertar triptofana.

Complexo proteína-auxina — BERGER e AVERY (1) constataram a existência, em sementes de milho, de um material capaz de libertar AIA por hidrólise alcalina. Esse material, que tem características de proteína, foi designado "precursor" e não resta dúvida que de fato pode funcionar como precursor de auxina, no sentido de ser capaz de libertar AIA. Mas é claro que o AIA deve ter sido previamente formado por um outro mecanismo, por exemplo pela conversão de triptofana. Só mais tarde deve o AIA ter-se ligado à proteína.

A função principal desse complexo proteína-auxina parece ser a de um enzima essencial. WILDMAN e BONNER (30) mostraram que a fração proteica que contém esse complexo (em espinafre) podem ser atribuídas as propriedades de uma fosfatase: hidrolisa rapidamente tri-fosfato de adenosina (ATP) e fosfato de creatina, ataca menos rapidamente glicerofosfato, frutose 1,6-difosfato, ácido fítico e frutose monofosfato. Desse modo pode-se indiretamente atribuir ao complexo proteína-auxina a atividade de fosfatase. Como argumentam BONNER e WILDMAN (3), se a função principal do complexo é a de um enzima essencial, parece pouco provável que desempenhe também o papel de um precursor de AIA. De qualquer forma o AIA aí presente deve, em última análise, ter sido formado por um outro mecanismo. Assim sendo, parece mais conveniente reservar o nome de precursor a

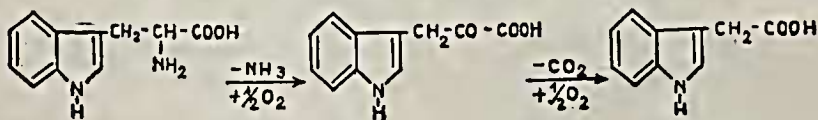


compostos capazes de formar “de novo” AIA. E’ possível que compostos diferentes possam servir como precursores de AIA, mas até o presente todos os trabalhos parecem indicar triptofana como o principal (senão o único) precursor.

Mecanismo da síntese de auxina — Como já foi mencionado anteriormente, THIMANN postulou a conversão de triptofana em AIA por culturas de *Rhizopus*, através de uma desaminação oxidativa seguida de descarboxilação e oxidação.

Tendo verificado que fôlhas de espinafre são capazes de converter, enzimaticamente, triptofana em auxina, provavelmente AIA, WILDMAN, FERRI e BONNER (29) procuraram verificar se o mecanismo proposto por THIMANN seria aplicável ao presente caso.

Segundo êsse mecanismo formar-se-ia como composto intermediário o ácido indolil pirúvico (AIP). Para verificar



TRIPTOFANA

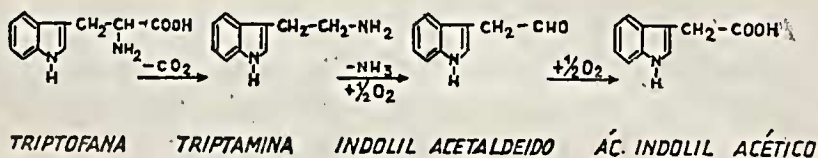
ÁC. INDOLIL PIRÚVICO

ÁC. INDOLIL ACÉTICO

se êsse composto figurava no processo de conversão de triptofana em auxina, por preparações enzimáticas obtidas de fôlhas de espinafre, fez-se incubação destas preparações com ácido indolil pirúvico. Caso êste fosse um produto intermediário da reação, um maior rendimento final de auxina deveria ser obtido. Isso, porém, não aconteceu, embora experiências feitas adicionando fixadores de carbonila às preparações em que triptofana e enzimas figuravam, demonstrassem, claramente, que um composto contendo um grupo C=O figurava no processo.

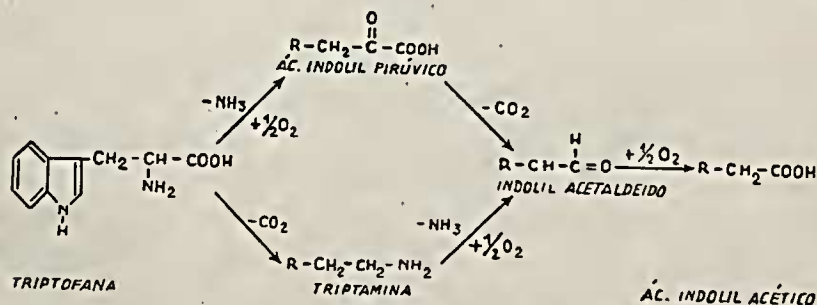
Era, pois, possível que no presente caso a conversão se desse através de, primeiro, uma descarboxilação de tripto-

fana, o que levaria à formação de indolil-etil amina (triptamina), que então seria desanimada formando indolil-acetaldeído, o qual, oxidado, daria AIA. Neste caso a adição, seja de triptamina, seja de indolil-acetaldeído, às preparações en-



zimáticas, deveria resultar em aumento do teor de auxina. Isto também não aconteceu. Quando, porém, folhas vivas foram infiltradas com ácido indolil pirúvico, surgiu um teor mais alto de auxina. Como a adição de triptamina e indolil-acetaldeído às folhas vivas, não aumentasse o conteúdo final de auxina, os autores concluíram que o primeiro mecanismo enunciado é o provável, explicando que, possivelmente, a incapacidade de preparações enzimáticas de ativar ácido indolil pirúvico resulta, talvez, de uma instabilidade do enzima envolvido no processo.

Mais recentemente GORDON e SANCHEZ NIEVA (9) mostraram que, em abacaxi, o sistema enzimático capaz de converter triptofana em AIA é capaz de ativar seja AIP, tripta-



mina ou indolil-acetaldeído. Segundo êsses autores, qualquer um dêsses compostos pode servir como intermediário, havendo a possibilidade do mecanismo seguir caminhos dife-

rentes. De qualquer forma, os autores concordam que, em última análise, o precursor de auxina, em abacaxi, é triptofana e que a principal auxina é AIA.

Inativação de auxinas — As auxinas são muito sensíveis à destruição. Sabe-se de há muito (24) que a atividade de auxina em soluções ou em blocos de agar, em contacto com tecidos ou extratos de certas plantas, pode ser reduzida. VAN OVERBEEK (20) procurou relacionar o menor crescimento da variedade “nana” de milho, com uma destruição maior de auxina. Esse autor pode mesmo demonstrar que os tecidos de plantas “nana” apresentam um nível de oxidação mais elevado que os tecidos de milho normal.

Quem demonstrou de forma concludente a destruição enzimática de auxina foi LARSEN (17, 18), que descreveu uma substância inativadora, extraída do suco de plantinhas de feijão. Essa substância é capaz de inativar, por oxidação, tanto o hormônio contido em extratos de tecidos, como AIA sintético.

TANG e BONNER (22) encontraram também, no citoplasma de epicótilos de ervilhas estioladas, um enzima que inativa rapidamente AIA. Que essa destruição é enzimática não resta dúvida, pois pode ser bloqueada por aquecimento, bem como por KCN. O processo é oxidativo, cessando completamente em ausência de oxigênio. O enzima ataca a molécula do AIA pela cadeia lateral. A reação se dá com absorção de oxigênio e evolução de CO₂. Seu produto, inativo, contém o núcleo de indol inalterado. O enzima que realiza este trabalho é altamente específico, atacando somente AIA. Sua grande sensibilidade ao KCN indica tratar-se de uma proteína contendo ferro, ou mesmo heme-grupo, mas não cobre.

LARSEN (19) assinalou a existência, em extratos de tomate, de substâncias que retardam o crescimento. Esses extratos fazem baixar a curva de atividade de indolil-acetaldeído bem como de AIA.



O autor verificou que ácido parassórbico e anemonina, também decrescem a atividade de AIA. Essas lactonas são de ocorrência natural em plantas, a primeiras em *Sorbus* por exemplo, a segunda em *Ranunculaceae*.

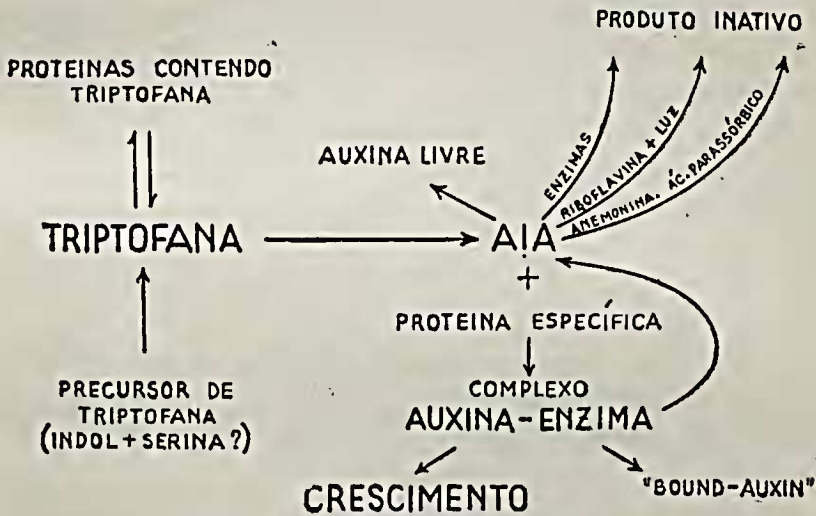
Mais recentemente, GALSTON (6) mostrou que riboflavina é capaz de, em presença de luz, inativar AIA, "in vitro". Essa inativação é extremamente rápida: uma solução contendo 25 γ /cc de AIA + 1 γ /cc de riboflavina, em presença de luz, mostra, já em 15 minutos, uma destruição de cerca de 50 % do AIA, em meia hora 75 % e em 1 hora 100 %. A inativação pára em condições anaeróbicas. Riboflavina causou marcada inibição do crescimento de epicótilos de ervilha estiolada, em presença de luz, mas não no escuro (7). Não só AIA, mas vários compostos de indol experimentados (indol, escatol, indol-aldeido, triptamina, triptofana, 5-metil triptofana, ácido indolil butírico) são foto-inativados por riboflavina. Dados nossos (5), a serem dentro em breve publicados, obtidos com material e métodos diversos dos de GALSTON, confirmam a foto-inativação de AIA por riboflavina.

Conclusão — O ponto de vista de que o AIA não é um produto normal do metabolismo vegetal (16), diante de toda a exposição precedente, não é mais sustentavel. Na verdade todo o acervo de observações feitas na última década indica justamente o contrário. Mesmo se o AIA não tivesse sido isolado várias vezes de tecidos vegetais, não seria lógico, depois de reconhecer na planta a existência de um sistema enzimático capaz de converter triptofana em AIA, bem como de outro sistema capaz de destruir especificamente esse composto, duvidar de sua ocorrência normal nas plantas.

Também não seria razoavel admitir a ocorrência simultânea de um outro composto que, além do AIA, pudesse funcionar como auxina, porque nenhuma demonstração direta da sua existência foi até hoje apresentada; mesmo as es-

cassas observações indiretas que pareciam apontar nesse sentido, são hoje consideradas insatisfatórias.

De outro lado, a exposição precedente nos fornece uma base muito sólida para admitir que o AIA é a auxina de tôdas as plantas. No esquema que apresentamos em seguida, resumimos os pontos capitais salientados no curso do presente trabalho.



O mecanismo de formação do AIA a partir de triptofana já foi amplamente discutido. Também o foram, os possíveis mecanismos de inativação de auxina. O AIA que não for inativado, pode seguir um de dois rumos: pode persistir nesta forma, representando a auxina livre, que se obtém por difusão ou por extração com solventes como o éter. Essa seria a forma de transporte do hormônio, que iria possibilitar a manutenção dos fenômenos de correlação. Outra parte do AIA, combinada com uma proteína específica, provavelmente como grupo prostético de um enzima, formaria o complexo conhecido como "bound-auxin". Provavelmente só nesta forma a auxina participa dos fenômenos de crescimento, talvez através de sua atividade de fosfatase, interfe-

rindo com o metabolismo energético da planta. Esse complexo enzima-auxina é uma fonte potencial de auxina livre; durante a autólise de tecidos, ou sob a ação de hidrólise ácida, alcalina ou enzimática, poderá o AIA se desligar do complexo, retornando à forma de auxina livre. Segundo esse esquema a planta está bem aparelhada para regular sua taxa de hormônio livre. De um lado está capacitada a libertar AIA de proteínas com que esteja ligado, ou a formá-lo "de novo", partindo do precursor. Este nunca deve estar em quantidade limitante, porque triptofana pode, por sua vez, ser sintetizado a partir de um precursor, ou libertado de proteínas que o contenham. De outro lado, a possibilidade de destruir AIA por vários mecanismos, evita que seu acúmulo venha perturbar o equilíbrio fisiológico da planta.

RESUMO

O presente trabalho é uma síntese dos resultados das pesquisas mais recentes sobre os hormônios vegetais ou auxinas. Esses resultados refletem uma nova luz sobre inúmeras questões das mais importantes da Fisiologia do crescimento e desenvolvimento das plantas.

Na concepção antiga admitia-se a existência de três compostos diversos, auxina A, auxina B e heteroauxina, com atividade promotora ou reguladora do crescimento. A última substância, logo identificada com o ácido 3-indolil acético (AIA), foi admitida como sendo o hormônio de crescimento de microorganismos, de cujas culturas foi isolada. Na base de testes indiretos admitia-se que o hormônio de crescimento das plantas superiores fosse auxina A ou B.

Uma série de trabalhos recentes tem, no entanto, mostrado que o ácido indolil acético é o hormônio de crescimento das plantas superiores também.

Estudos sobre o mecanismo de formação do hormônio nessas plantas, tem invariavelmente indicado triptofana

como precursor. Há um parentesco químico muito íntimo entre triptofana e AIA. Êste último poderia surgir do primeiro através de uma desaminação oxidativa seguida de uma descarboxilação; neste caso o ácido indolil pirúvico seria um intermediário no processo. Ou então a descarboxilação precederia a desaminação que seria seguida de uma oxidação e, neste caso, triptamina e indolilacetaldéido seriam os intermediários.

De outro lado, foi demonstrada a ocorrência natural de mecanismos para inativar AIA: 1) foram encontrados enzimas capazes de atacar êsse composto, especificamente; 2) foi descoberto que certas substâncias como ácido parassorbico e anemonina, que ocorrem naturalmente em plantas, diminuem a atividade promotora de crescimento do AIA; 3) foi demonstrado que riboflavina, também de ocorrência natural nas plantas, é capaz de inativar AIA e outros compostos de indol, em presença de luz.

Muito significativo é ainda o fato que as auxinas A e B nunca mais foram isoladas de tecidos vegetais, enquanto que o ácido indolil acético foi, várias vezes.

Dos parágrafos anteriores se depreende que a planta superior está bem aparelhada para regular a taxa de hormônio livre, caso êste seja o ácido indolil acético. Essa regulação é indispensável para o crescimento normal.

AIA, formado a partir de triptofana, seria auxina livre, forma de transporte. Ligar-se-ia a certas proteínas formando complexos (bound auxin), que então podem agir sobre o crescimento. Tais complexos possuem a mesma atividade que fosfatase, sendo capazes de hidrolisar rapidamente tri-fosfato de adenosina, fosfato de creatina, glicero-fosfato, fructose-1, 6-difosfato, ácido fítico e frutose monofosfato. Êste seria, pois, um dos modos como a auxina agiria sobre o crescimento das plantas, interferindo com seu metabolismo energético.

R É S U M É

Synthèse, composition chimique, mode d'action et inactivation des phytohormones de croissance

Ce travail est une synthèse des résultats des recherches le plus récentes au sujet des hormones de croissance des végétaux ou auxines. Ces études illuminent d'une façon tout-à-fait nouvelle des nombreuses questions portant sur la Physiologie de la croissance et du développement des plantes.

L'ancienne conception admettait l'existence de trois composés différents — l'auxine A, l'auxine B et l'hétéro-auxine — doués d'activité stimulative ou régulative de la croissance. La dernière substance, qui fût bientôt identifiée à l'acide 3-indolyl-acétique (AIA), a été considérée comme l'hormone de croissance des microorganismes, d'où elle a été isolée. Par contre, des critères indirects conduisaient à admettre que le rôle d'hormone de croissance des plantes supérieures était joué par une des auxines à 18 atomes de C.

Cependant une série de travaux récents vient de montrer que l'acide indolyl-acétique est aussi l'hormone de croissance des plantes supérieures.

Des études sur le mécanisme de formation de cet hormone dans ces plantes montrent invariablement la tryptophane comme précurseur. En outre il y a une très grande parenté entre ces deux substances. L'AIA pourrait se former à partir de tryptophane moyennant une désamination oxydative suivie d'une décarboxilation. À admettre ce mécanisme l'acide indolil-pyruvique serait l'intermédiaire dans un tel processus. Ou bien la décarboxilation serait précédée par la désamination, qui serait suivie d'une oxydation. Dans cette dernière hypothèse les intermédiaires seraient la tryptamine et l'aldehyde indolyl-acétique.

D'un autre côté on a démontré l'existence naturelle de mécanismes d'inactivation de l'AIA: 1) on a trouvé des en-



zymes capables d'attaquer cette substance d'une façon spécifique; 2) on a découvert que certaines substances d'ocurrence naturelle dans les végétaux, comme l'acide parasorbique et l'anémone, abaissent l'activité stimulatrice de l'AIA sur la croissance des plantes; 3) on a démontré que la riboflavine, qui se trouve aussi naturellement dans les plantes, est capable d'inactiver l'AIA et d'autres composés de l'indol, en présence de la lumière.

Au surplus — et celà est très significatif — les auxines A et B, depuis sa découverte, n'ont jamais été isolées des tissus végétaux, tandis que l'AIA en a été, et plusieurs fois.

Les considérations qui précèdent aboutissent à cette conclusion qu'une plante supérieure se trouve bien en état de pouvoir reguler son taux d'hormone libre, si celui-ci se trouve être l'AIA. Et cette régulation est évidemment indispensable pour la croissance normale.

L'AIA, formé à partir du tryptophane, serait l'auxine libre, forme de transport. Il serait capable de s'unir à certaines protéines en formant des complexes (bound auxin), qui agissent sur la croissance. Ces complexes ont la même activité qu'une phosphatase, car ils sont capables d'hydrolyser rapidement le tri-phosphate d'adénosine, le phosphate de créatine, de glicerophosphate, la fructose 1-6-di-phosphate, l'acide phytique et le fructose-monophosphate.

Ce processus serait donc une des façons selon lesquelles l'auxine agirait sur la croissance des plantes, en modifiant leur métabolisme énergétique.

BIBLIOGRAFIA

- 1 — BERGER, J., AVERY, G. S. — 1944 — Isolation of an auxin precursor and an auxin (indole acetic acid) from maize. Amer. Jour. Bot. 31, 199.
- 2 — BONNER, J. — 1932 — The production of growth substance by *Rhizopus suinus*. Biol. Zentralbl., 52, 565-582.



- 3 — BONNER, J., WILDMAN, S. G. — 1947 — Contributions to the study of auxin physiology. Sixth Growth Symposium. 51-68. U.S.A.
- 4 — FERRI, M. G. — 1949 — Hormônios e substâncias sintéticas promotoras ou reguladoras do crescimento das plantas. *Ciência e Cultura*, 1, 3.
- 5 — FERRI, M. G., CAMARGO, LUCIA V. S. — 1949 — Influence of growth substances on the movement of the pulvini of the primary leaves of bean plants. — Em via de publicação.
- 6 — GALSTON, A. W. — 1949 — Riboflavin-sensitized photooxidation of indole-acetic acid and related compounds. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 35, 1.
- 7 — GALSTON, A. W., HAND, M. E. — 1949 — The physiology of light action. I. Auxin and the light inhibition of growth. *Amer. Jour. Bot.*, 36, 1.
- 8 — GORDON, S. A., SÁNCHEZ NIEVA, F. — 1949 — The Biosynthesis of auxin in the vegetative pineapple. I. Nature of the active auxin. *Arch. Biochem.*, 20, 2.
- 9 — GORDON, S. A., SÁNCHEZ NIEVA, F. — 1949 — The Biosynthesis of auxin in the vegetative pineapple. II. The precursors of indoleacetic acid. *Arch. Biochem.*, 20, 2.
- 10 — KÖGL, F., ERXLEBEN, H., HAAGEN-SMIT, A. J. — 1933 — Ueber ein Phytohormon der Zellstreckung. *Zeit. physiol. Chem.*, 214, 241-261.
- 11 — KÖGL, F., ERXLEBEN, H., HAAGEN-SMIT, A. J. — 1933 — Ueber ein Phytohormon der Zellstreckung. *Zeit. physiol. Chem.*, 216, 31-44.
- 12 — KÖGL, F., ERXLEBEN, H., HAAGEN-SMIT, A. J. — 1934 — Ueber die Isolierung der Auxine a und b aus pflanzlichen Materialien. *Zeit. physiol. Chem.*, 225, 215-229.
- 13 — KÖGL, F., ERXLEBEN, H., HAAGEN-SMIT, A. J. — 1934 — Ueber ein neues Auxin ("Heteroauxin") aus Harn. *Zeit. physiol. Chem.* 228, 90-103.

- 14 — KÖGL, F., ERXLEBEN, H., HAAGEN-SMIT, A. J. — 1934 — Ueber den Einfluss der Auxine auf das Wurzelwachstum und ueber die chemische Natur des Auxins der Grasko-leoptilen. Zeit. physiol. Chem. 228, 104-112.
- 15 — KÖGL, F., ERXLEBEN, H. — 1934 — Ueber die Konstitution der Auxine a und b. Zeit. physiol. Chem., 227, 51-73.
- 16 — KÖGL, F., KOSTERMANS, F. — 1934 — Heteroauxin als Stoffwechselprodukt niederer pflanzlicher Organismen. Zeit. physiol. Chem. 228, 113-121.
- 17 — LARSEN, P. — 1936 — Ueber einen Wuchsstoffnaktivierenden Stoff aus Phaseolus-Keimpflanzen. Planta, 25, 311.
- 18 — LARSEN, P. — 1940 — Untersuchungen ueber den thermo-labilen Wuchsstoff-oxydierenden Stoff in Phaseolus-Keimpflanzen. Planta, 30, 603.
- 19 — LARSEN, P. — 1947 — Avena curvatures produced by mix-tures of growth promoting and growth retarding substan-ces. Amer. Jour. Bot., 34, 7.
- 20 — VAN OVERBEEK, J. — 1935 — The growth hormone and the dwarf type of growth in corn. Proc. Nat. Acad. Sci., 21, 292.
- 21 — SKOOG, F. — 1937 — A deseeded Avena test method for small amounts of auxin and auxin precursors. Journ. Gen. Physiol., 20, 311-334.
- 22 — TANG, Y. W., BONNER, J. — 1947 — The enzymatic inacti-vation of indole acetic acid. I. Some characteristics of the enzyme contained in Pea seedlings. Arch. Biochem., 13, 1.
- 23 — TATUM, E. L., BONNER, D. M. — 1943 — Synthesis of tryptophane from indole and serine by *Neurospora*. Jour. Biol. Chem., 151, 349.
- 24 — THIMANN, K. V. — 1934 — Studies on the growth hormone of plants. VI. The distribution of the growth substance in plant tissues. J. Gen. physiol., 18, 23.
- 25 — THIMANN, K. V. — 1935 — On the plant growth hormone produced by *Rhizopus suinus*. Jour. Biol. Chem., 109, 279-291.



- 26 — TSUI, CHENG — 1948 — The role of zinc in auxin synthesis in the tomato plant. *Amer. Jour. Bot.*, 35, 3.
- 27 — VICKERY, H., PUCHER, G., SCHOENHEIMER, R., RITTENBERG, D. — 1940 — The assimilation of ammonia nitrogen by the tobacco plant: a preliminary study with isotopic nitrogen. *Jour. Biol. Chem.*, 135, 521.
- 28 — WILDMAN, S., FERRI, M. G., BONNER, J. — 1946 — The enzymatic conversion of tryptophane to auxin by spinach leaves. *Amer. Jour. Bot.*, 33, 830-840.
- 29 — WILDMAN, S., FERRI, M. G., BONNER, J. — 1947 — The enzymatic conversion of tryptophane to auxin by spinach leaves. *Arch. Biochem.*, 13, 1.
- 30 — WILDMAN, S. G., BONNER, J. — 1947 — The proteins of green leaves. I. Isolation, enzymatic properties and auxin content of spinach cytoplasmic proteins. *Arch. Biochem.*, 14, 3.
- 31 — WILDMAN, S. G., BONNER, J. — 1948 — Observations on the chemical nature and formation of auxin in the avena coleoptile. *Amer. Jour. Bot.*, 35, 10.
- 32 — WILDMAN, S. G., MUIR, R. M. — 1949 — Observations on the mechanism of auxin formation in plant tissues. *Pl. Phys.*, 24, 1.